AMEGHINIANA ISSN 0002-7014
Revista de la Asociación Paleontológica Argentina
Tomo XVI Julio de 1979 N° 1-2

EL HALLAZGO DEL PRIMER NIDO DE DINOSAURIOS TRIASICOS, (SAURISCHIA, PROSAUROPODA), TRIASICO SUPERIOR DE PATAGONIA, ARGENTINA

Por J.F. BONAPARTE[1] *y MARTIN VINCE*[2]

ABSTRACT: *The first nest of triassic dinosaurs (Saurischia, Prosauropoda), from the Upper Triassic of Patagonia, Argentina.* Several incomplete skeletons of juvenile Prosauropoda and two eggs were recovered from Upper Triassic beds of Southern Patagonia. The specimens are refered to a new genus and species, *Mussaurus patagonicus*, showing a mixed picture of anatomical affinities. Fore limbs, pelvis and hind limb are tipically Prosauropoda; the short cervical vertebrae resemble those of the Middle Triassic thecodont *Lagosuchus*, and some characters of the skull suggest relationships with both Prosauropoda and Sauropoda. Tentatively a new family of Prosauropoda is proposed to include this new species.

INTRODUCCION

En el transcurso de una expedición paleontológica organizada por la Universidad Nacional de Tucumán y la Fundación M. Lillo, con el apoyo de la National Geographic Society, se logró un notable hallazgo paleontológico, único en su género por corresponder al Triásico superior. Se trata de siete individuos juveniles de dinosaurios Prosauropoda hallados en estrecha asociación y junto a dos huevos fósiles. El tamaño pequeño de estos dinosaurios (largo total estimado 20 cm) más los caracteres juveniles que muestra el cráneo, hace concluir que se trata de un conjunto muy juvenil de esos reptiles que aún vivían en su nido, junto a dos huevos.

Estos materiales fueron encontrados en la Formación El Tranquilo, en el centro-norte de la Provincia de Santa Cruz, de los mismos niveles que proceden diversos ejemplares de *Plateosaurus* sp., exhumados para el Museo de La Plata entre 1962 y 1968, (Casamiquela 1977).

En el presente trabajo se da a conocer el hallazgo, incluyendo una breve descripción y comparación del ejemplar más completo. Se reserva para el futuro un análisis del significado biológico de este material que sugiere cierto tipo de cuidado de la cría entre esos primitivos dinosaurios. Asimismo, en el futuro se tratará de comprender, desde el punto de vista ontogenético, los caracteres anatómicos peculiares

1 CONICET. Museo "B. Rivadavia"
2 Fundación M. Lillo-CONICET

que muestran estos pequeños prosaurópodos.

LOS EJEMPLARES QUE INTEGRABAN EL "NIDO"

En total son siete los ejemplares juveniles de Prosauropoda recuperados, y dos huevos de distinto tamaño. Es probable que originalmente los componentes del "nido" hayan sido más numerosos que los rescatados, ya que la erosión había hecho fuertes efectos en el lugar al tiempo de ser descubiertos.

1. Ejemplar holotipo, PVL. 4068, integrado por gran parte de un esqueleto (Fig. 1).
2. Ejemplar PVL. 4208, integrado por cráneo y mandíbulas, vértebras cervicales, arco escapular, miembros anteriores incompletos, pelvis incompleta y miembros posteriores incompletos.
3. Ejemplar PVL. 4209, integrado por parte de un cráneo y mandíbula, vértebras y numerosos huesos postcraneanos desarticulados.
4. Ejemplar PVL. 4210, integrado por cráneo y mandíbulas, vértebras cervicales y dorsales, arco escapular y miembros anteriores articulados, pelvis y miembros posteriores articulados.
5. Restos de un ejemplar que incluye cráneo y mandíbulas incompletos y gran parte del postcráneo desarticulado, PVL. 4211.
6. Esqueleto postcraneano parcialmente articulado, PVL. 4212.
7. Diversos restos postcraneanos agrupados, PVL. 4213.
8. Gran parte de un huevo de aproximadamente 60 mm de diámetro mayor y 45 mm de diámetro menor, PVL. 4214.
9. Gran parte de un huevo de 20 mm de diámetro mayor y 16 mm de diámetro menor, PVL. 4215.

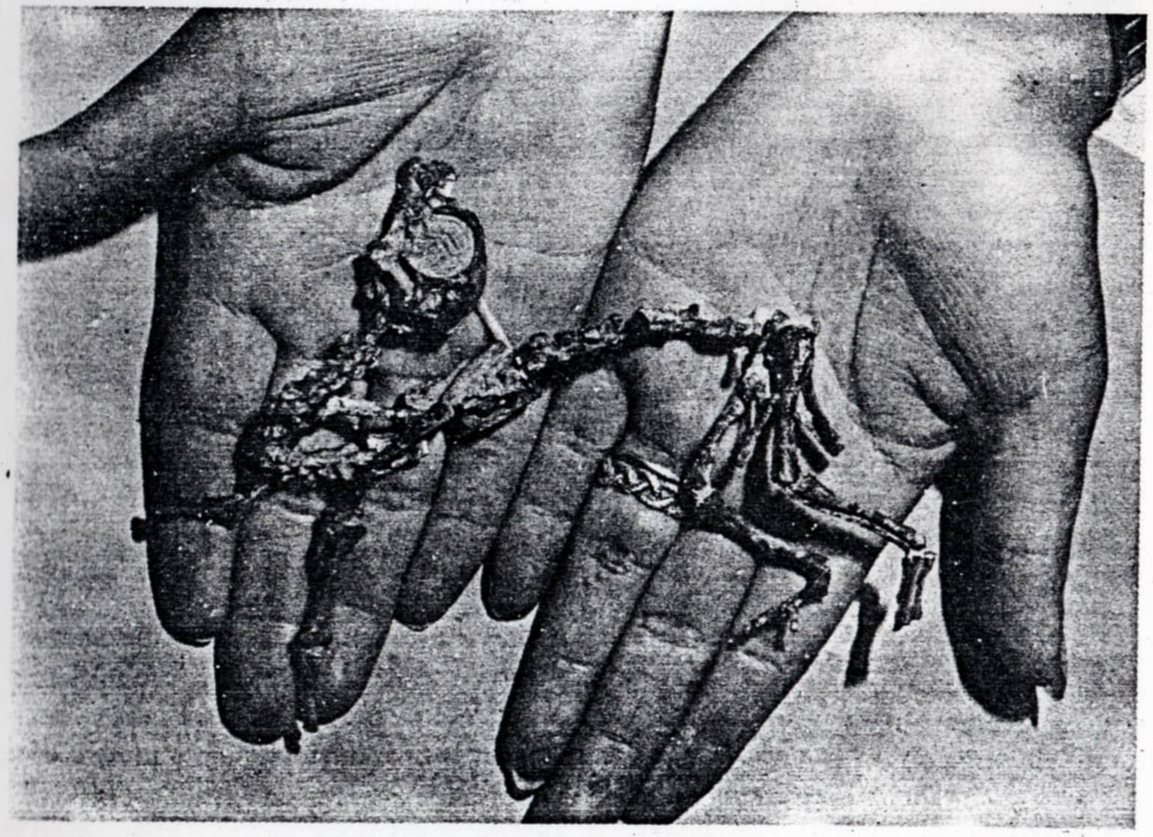


Fig. 1.— El ejemplar holotipo de **Mussaurus patagonicus** en las manos de una mujer.

Todos los especímenes son de tamaño similar, con el cráneo de aproximadamente 30 mm y con una longitud de aproximadamente 16 cm desde el hocico hasta la extremidad posterior de la pelvis; con la cola tendrían unos 20 cm. Se estima que los ejemplares habrían tenido algunas semanas de vida al quedar sepultados ya que el más grande de los huevos colectados no podría albergar un embrión del tamaño de los especímenes colectados.

La disparidad de tamaño de los huevos hallados podría interpretarse como correspondientes a dos especies distintas. No obstante, por falta de otras evidencias pensamos tentativamente que el huevo más chicó, con decoración externa similar al del huevo más grande, sería un huevo de tamaño aberrante de la misma especie.

DESCRIPCION DEL EJEMPLAR PVL. 4068

Infraorden: *PROSAUROPODA*

Familia: *MUSSAURIDAE* nov.

Género: **MUSSAURUS** nov.

Especie tipo: *Mussaurus patagonicus* nov. sp.

Etimología: Mus: ratón; *saurus:* saurio; *patagonicus:* de la Patagonia. Hace referencia a estos dinosaurios del tamaño de un ratón procedentes de Patagonia.

Localidad y edad: Laguna La Colorada, Ea. Cañadón Largo, centro-norte de la Provincia de Santa Cruz, Patagonia, Argentina. Sección superior de la Formación El Tranquilo, Coloradense superior, parte alta del Triásico superior.

Diagnosis: Cráneo corto y alto, con los frontales y parietales alargados, hocico muy corto. Abertura preorbitaria corta y alta, ubicada muy cerca de la órbita. Dientes largos, más bien redondeados. Mandíbula inferior con sínfisis espesa. Vértebras cervicales cortas y altas como en el Thecodontia *Lagosuchus*. Vértebras dorsales, pelvis y extremidades posteriores del tipo de los Prosauropoda.

El cráneo: Es corto y alto, con grandes órbitas, y el hocico corto, rasgos que indican su carácter juvenil. El maxilar y el premaxilar son más bien altos y cortos en sentido axial, recordando el tipo de cráneo del saurópodo *Camarasaurus*. La abertura preorbitaria también recuerda a ese género, con el eje mayor dirigido dorsoventralmente. Las aberturas temporales son del tipo presente en los Prosauropoda, con el postorbitario trirradiado en forma similar al de *Anchisaurus* (Fig. 2) y *Plateosaurus*. El cuadrado está inclinado hacia adelante como en *Anchisau-*

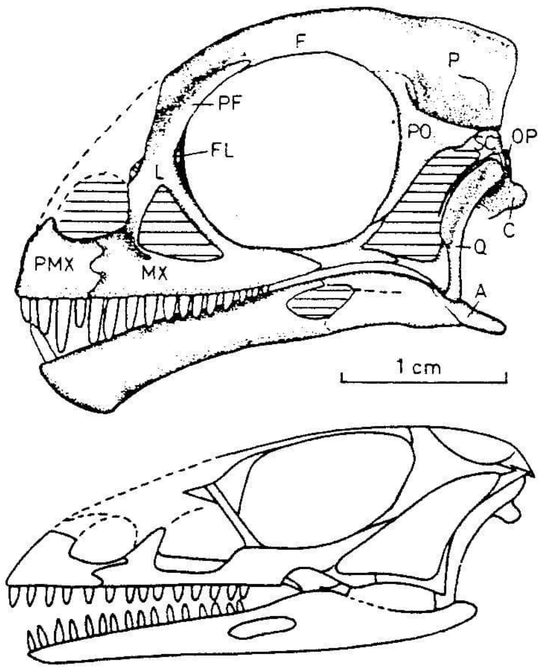


Fig. 2.— Arriba, vista lateral del cráneo y mandíbula de Mussaurus patagonicus, reconstruido en base a los caracteres preservados en ambos lados del ejemplar. Abajo, cráneo y mandíbula del prosaurópodo Anchisaurus polyzelus en vista lateral, para comparación con M. patagonicus; tomado de Galton.

rus (Galton 1976) y otros saurópodos. Los frontales y particularmente los parietales son más alargados que en los Prosauropoda conocidos, incluso *Anchisaurus*.

La mandíbula inferior posee una espesa sínfisis que coincide más con ese carácter de *Camarasaurus* que con la débil sínfisis de los Prosauropoda.

La dentición del ejemplar que describimos consiste de dientes más bien cilíndricos y proporcionalmente más largos que en los Prosauropoda. En otros ejemplares estos rasgos son menos marcados, apreciándose una morfología más típicamente Prosauropoda, con dientes algo comprimidos lateralmente y algunas indentaciones en los bordes. Existen 4 dientes en el premaxilar y seis dientes preservados en la fila incompleta de dientes maxilares, que debió constar de 10 a 12 piezas.

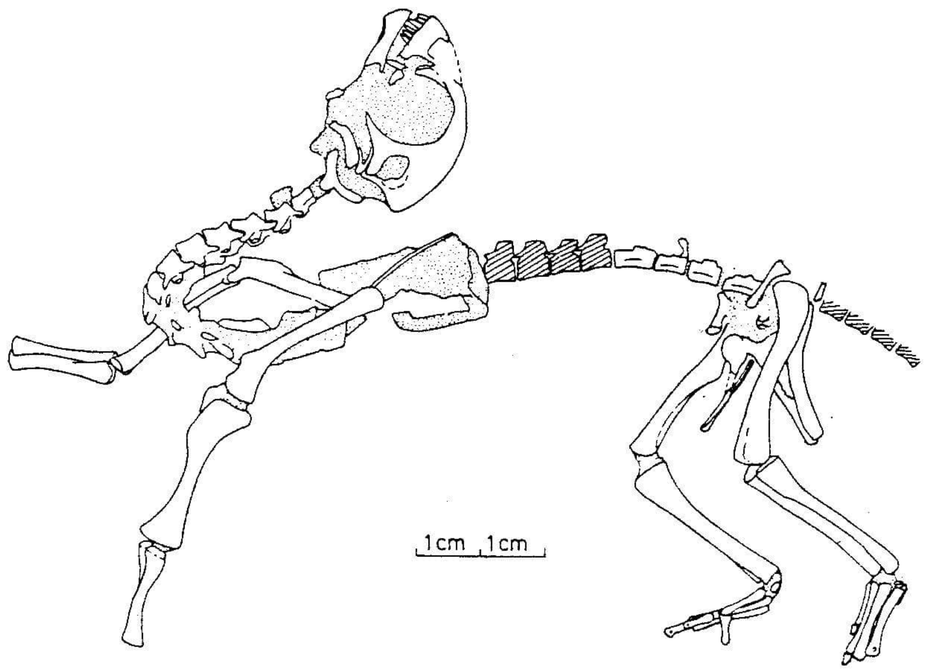
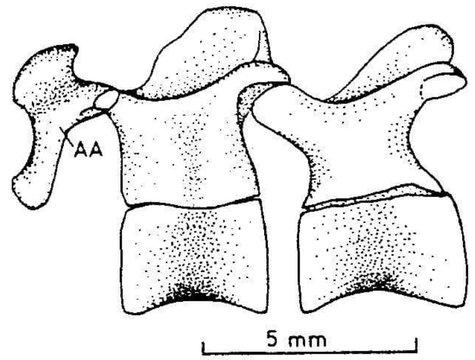


Fig. 3.— El esqueleto del holotipo de Mussaurus patagonicus como se ha preservado. Areas rayadas indican reconstrucción.

Vértebras: Las cervicales son proporcionalmente cortas y altas, 7 mm desde el borde ventral del cuerpo vertebral hasta el extremo dorsal de la espina neural, y sólo 4 mm de longitud axial del cuerpo vertebral (Fig. 4).



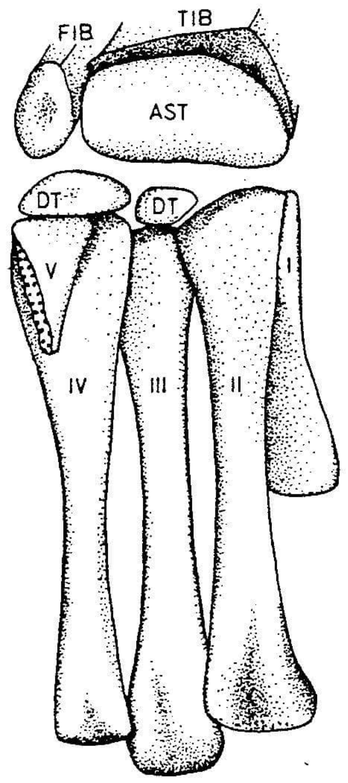


Fig. 4.— Arriba, las tres primeras vértebras cervicales de Mussaurus patagonicus en vista lateral. Abajo, tarso y metatarso izquierdo de la misma especie en vista plantar.

Desde la 3ª vértebra hacia atrás, las cervicales tienen zigapófisis bien desarrolladas. Las espinas neurales son cortas y axialmente breves. La cara lateral de las cervicales poseen las parapófisis y diapófisis muy reducidas, las que se encuentran mejor definidas desde la octava cervical hacia atrás.

Las vértebras dorsales muestran un incremento del largo del centro vertebral en dirección al sacro, con una longitud de 4,5 mm en la 9ª vértebra y de 6 mm en la 22ª. Las dorsales presentan diapófisis prominentes, postzigapófisis pronunciadas, espinas neurales cortas y los cuerpos vertebrales lateralmente cóncavos. Las evidencias indican que existen 3 sacras comparables a las últimas dorsales.

La morfología de las vértebras cervicales es comparable a las del Thecodontia *Lagosuchus talampayensis* Romer, del Triásico medio de La Rioja, considerado como un probable antecesor de los Saurischia (Bonaparte 1975), y a su vez distinta a la de los Prosauropoda conocidos. En éstos (Anchisauridae, Plateosauridae y Melanorosauridae), las vértebras cervicales son siempre bajas y alargadas, especialmente en la mitad anterior del cuello, tornándose más gráciles en las proximidades del cráneo. Entre los Sauropoda, *Camarasaurus* posee vértebras relativamente cortas y altas solamente en la región cervical anterior, aunque su morfología general, con prominentes para y diapófisis es muy distinta de la simple morfología de las vértebras de *Mussaurus patagonicus*.

Las vértebras dorsales son comparables a las de Prosauropoda.

La cintura escapular: La escápula es larga, grácil (Fig. 3) y más larga que en los Prosauropoda conocidos, mientras que el coracoides coincide morfológicamente con éstos.

La extremidad anterior: Ambos húmeros, ulnas y radios se han preservado. Su morfología coincide muy bien con el tipo de Prosauropoda. En el ejemplar PVL.4210 se han conservado los metacarpos I, II, III y IV que muestran los caracteres y proporciones típicos de los prosaurópodos. La relación de tamaño entre las extremidades anteriores y las posteriores es algo diferente, con el húmero proporcionalmente más largo que en los Prosauropoda conocidos.

La pelvis: La pelvis no está muy bien preservada en este ejemplar, aunque sus principales caracteres están presentes. El íleon es bajo, del tipo de Prosauropoda, con una pronunciada proyección posterior; el pedicelo púbico alargado y el isquiónico corto. Lamentablemente la proyección anterior del íleon no se ha preservado. Lo conservado del pubis incluye la mayor parte de las prolongaciones distales, laminares y largas como en los Prosauropoda. Los caracteres de los isquiones son también comparables a los de los prosaurópodos, pero proporcionalmente más largos. La pelvis de esta especie corresponde muy bien con el tipo presente en Prosauropoda.

La extremidad posterior: La morfología del fémur coincide con el de los Prosauropoda excepto en la falta de una cabeza articular bien desarrollada que bien puede ser resultado de la condición juvenil del ejemplar. La tibia y la fíbula son más cortas que el fémur (fémur 30 mm, tibia 27 mm). Ambos tarsos se han conservado relativamente bien, excepto el calcáneo cuya falta probablemente se debe a osificación deficiente. La morfología general del astrágalo, tarsales distales y metatarsos (Fig. 4) coincide muy bien con la de Prosauropoda, p.e. *Riojasaurus* o *Plateosaurus*. Los metatarsos alargados no se asemejan al de ningún Sauropoda conocido.

AFINIDADES DE *MUSSAURUS PATAGONICUS*

Tanto el gran tamaño proporcional de las órbitas como el hocico corto de esta especie bien pueden ser el resultado de la condición juvenil de los ejemplares disponibles. Al respecto debemos tener en cuenta que ciertos cambios ontogenéticos ocurrirían durante el crecimiento.

Excluyendo la forma de las aberturas preorbitarias, los dientes largos y la sínfisis mandibular espesa, los restantes caracteres postorbitarios y de la mandíbula están claramente relacionados con Prosauropoda, aunque no son identificables con ninguna de las especies conocidas.

Las vértebras cervicales exhiben una morfología primitiva, ya que son cortas y altas, con los zigapófisis de posición muy dorsal, caracteres no registrados hasta ahora en ningún Sauropodomorpha (Prosauropoda y Sauropoda), pero presentes en el Thecodontia *Lagosuchus* del Triásico medio. Las vértebras cervicales de *Mussaurus patagonicus* representarían la retención de un tipo vertebral no especializado que probablemente esté presente en

los más primitivos (desconocidos) prosaurópodos. En gran medida nuestra actitud sistemática ante estos ejemplares juveniles tiene su fundamento en la peculiaridad de los caracteres de las vértebras cervicales, que impiden su asignación a cualquiera de las familias conocidas de Prosauropoda.

La cintura pectoral no ofrece indicaciones de las afinidades de este pequeño dinosaurio, al menos en la forma preliminar en que la hemos analizado aquí.

La extremidad anterior sugiere claras afinidades con los Prosauropoda ya que la morfología y proporciones de sus distintos segmentos óseos es básicamente la misma que en *Plateosaurus* (Huene 1907-08), *Riojasaurus* (Bonaparte 1971).

La pelvis y la extremidad posterior también coinciden en mostrar fuertes afinidades con Prosauropoda, particularmente en la morfología del tarso y del pie.

En suma, gran parte del esqueleto de *Mussaurus patagonicus* muestra claras afinidades con los Prosauropoda, infraorden dentro del cual ubicamos a esta especie. Algunos caracteres craneanos recuerdan el tipo presente en el Sauropoda *Camarasaurus*, mientras que las cervicales sugieren afinidades pre-Sauropodomorpha (Thecodontia). Ambos grupos de caracteres son significativos y pueden tener implicancias tanto en aspectos relativos al origen de los Prosauropoda como respecto a la vinculación filogenética entre éstos y los Sauropoda.

El cuadro de afinidades de *Mussaurus patagonicus* indica que se trata de un Prosauropoda, pero de una familia distinta a las conocidas por la conjunción de caracteres primitivos (cervicales) y avanzados (cráneo) que presenta. No obstante se admite que un amplio análisis ontogenético de estos ejemplares sumada a la consideración de evidencias ontogenéticas en algunos reptiles y aves recientes pueda indicarnos conclusiones sistemáticas muy distintas, incluso que pueda tratarse de pichones del género *Plateosaurus*, presente en los mismos niveles de la Formación El Tranquilo.

Del Triásico superior de Alemania se conoce un pequeño ejemplar de Archosauria, *Elachistosuchus huenei* Janensch (1949), Walker (1966), cuyo ejemplar he podido observar en el Museo de C. Naturales de Berlín, el cual ha sido objeto de preparación adicional (Jaeger, com. pers.). Algunos caracteres dentarios más la enorme órbita que posee, hace pensar que pueda tratarse de un Prosauropoda muy juvenil comparable a *Mussaurus patagonicus*.

LA CONDICION JUVENIL DE *MUSSAURUS PATAGONICUS*

El ejemplar descripto y los restantes especímenes integrantes de este "nido" de Prosauropoda, son indudablemente juveniles. La osificación, aunque en general muestra buenas carillas articulares en los extremos de los huesos largos, exhibe deficiencias en la unión de los arcos neurales con los cuerpos vertebrales, una superficie irregular, con estrías, en las diáfisis de algunos huesos largos de las extremidades, y huesos muy delgados en el techo craneano. No obstante, resulta muy difícil

estimar cuán juveniles eran los ejemplares de *Mussaurus patagonicus*. Podemos admitir que el tamaño proporcional de la órbita sugiere que los ejemplares debían crecer más de 2 veces del tamaño que presentan y, eventualmente hasta alcanzar la talla de un gran prosaurópodo.

En relación a la magnitud de los cambios ontogenéticos que ocurrían en esta especie sólo podemos lograr algunas inferencias basadas en los cambios que ocurren en los cocodrilos (Kalin 1955; Dodson 1975), las observaciones disponibles en el lepidosaurio *Tanystropheus* (Wild 1973) y en el pterosaurio *Pterodactylus* (Wellnhofer 1970). En general, los cambios ontogenéticos que hemos podido consultar indican que las modificaciones han afectado en forma diferencial a las distintas partes del esqueleto, pero sin alteraciones tan grandes como para producir una morfología básicamente diferente en el estado adulto.

Teniendo en cuenta las evidencias citadas parece poco probable que el cráneo corto y alto de *Mussaurus patagonicus* pudiera producir un cráneo largo y bajo, similar al de *Anchisaurus* o *Plateosaurus*. Menos probable aún sería suponer que las vértebras cervicales cortas y altas de *M. patagonicus* podrían variar ontogenéticamente hasta dar lugar a vértebras bajas y largas, típicas de las tres familias conocidas de Prosauropoda. Estos aspectos morfológicos de la especie descripta nos han llevado a proponer una nueva familia de Prosauropoda, ya que en el estado actual del conocimiento de los cambios ontogenéticos entre los reptiles nos habría resultado muy difícil justificar la inclusión de *M. patagonicus* en alguna de las tres familias de Prosauropoda ya establecidas.

ORIGEN DE LOS SAUROPODA

Diversos autores han expresado razonablemente que los Prosauropoda pueden considerarse formas ancestrales de los Sauropoda. Esto fue señalado por Romer (1956) y Huene (1956) citando a la familia Melanorosauridae como una firme evidencia para ligar los Prosauropoda con los Sauropoda. Este enunciado, sin modificaciones significativas fue seguido por Colbert (1964), Romer (1966, 1968), Charig *et al.* (1965), Raath (1972), ganando aceptación general.

No obstante, Reig (1970) ha sugerido que los Melanorosauridae serían en realidad saurópodos, y que probablemente se originaron en los Proterosuchia Erythrosuchidae a fines del Triásico inferior.

Con respecto a la primera parte de este enunciado debemos recordar que la osteología conocida de los Melanorosauridae es básicamente la misma que en los Plateosauridae y Anchisauridae. De tal modo, si como sugiere ese autor, los Melanorosauridae se consideran como Sauropoda, no habría razones anatómicas para mantener a los Anchisauridae y Plateosauridae en un infraorden distinto. O sea, que si siguiéramos esa propuesta, las tres familias de Prosauropoda pasarían a ser parte de Sauropoda... En cuanto a la segunda parte de esta propuesta, las diferencias osteológicas entre los Proterosuchia Erythrosuchidae y los Prosauropoda Melanorosauridae es

tan grande que la descendencia de estos últimos a partir de los Erythrosuchidae es sólo una conjetura.

Romer (1972) sugirió, con muchas dudas, que los Proterosuchia Erythrosuchidae o Prestosuchidae pudieron haber cambiado durante el Triásico y convertirse en los antecesores de los Sauropoda. La sugerencia es interesante, y distinta a la anterior, pero hasta el presente no existe ninguna explicación o evidencia para demostrar esa posibilidad.

Thulborn (1975) se refiere a "a fairly strong consensus of opinion" (un sólido consenso de opinión) que los Sauropoda se originaron temprano en el Triásico, probablemente de antecesores proterosuquios. Es probable que ambos conceptos no sean correctos y que tal consenso de opinión no exista. Los Proterosuchia, por su condición primitiva, pueden ser antecesores de Crocodilia, Pterosauria, Ornithischia, Carnosauria, etc. En realidad se trata del grupo basal de los Archosauria, pero la distancia morfológica entre ellos y los saurópodos es tan seria y enorme que considerarlos antecesores de estos últimos es una generalidad que no significa ningún avance para elucidar cuál habría sido el antecesor próximo, (no lejano), que habría originado a los Sauropoda.

Aunque el tema del origen de los Sauropoda no puede ser tratado aquí extensamente, apoyamos la idea que los Prosauropoda es un grupo adecuado para considerarlo como un potencial antecesor de aquéllos. No obstante, aunque básicamente correcto, el enunciado debe considerarse con alguna reserva. Algunos puntos dudosos que ofrece esa posibilidad (ver Charig *et al.* 1965), consisten en ciertas diferencias morfológicas de la osteología de los Sauropoda, sin estadíos intermedios conocidos, (por ahora), como p.e. la morfología vertebral, la forma del íleon, las proporciones de los metacarpos y de los metatarsos, etc., que son en realidad pocas comparadas con la cantidad de rasgos similares.

Los Prosauropoda se conocen como un infraorden bastante uniforme, con osteología muy similar en sus tres familias tradicionales. Para reconocer un Melanorosauridae de un Plateosauridae grande es necesario disponer de una buena parte del esqueleto y aún así pueden persistir dudas. Tal vez las diferentes proporciones entre las extremidades anteriores y posteriores sea uno de los pocos caracteres distintivos. Las formas con pie grácil y con pie robusto reconocidas por Galton (Galton y Cluver 1976) es útil para distinguir entre Anchisauridae y Plateosauridae, que por otro lado presentan osteología postcraneana muy similar.

El nuevo género y especie descripto, *Mussaurus patagonicus*, y la nueva familia propuesta, Mussauridae, apoyarían la sugerencia que Prosauropoda pudo haber tenido una diversidad morfológica mayor. Es posible que lo conocido de este infraorden no represente la totalidad de la radiación adaptativa operada entre los Prosauropoda, y que futuros hallazgos muestren un cuadro más variado de su constitución. Aun cuando no consideramos que la especie descripta sea antecesor de los Sauropoda, especialmente por cuanto en el Liásico de India (Formación Ko-

ta) Jain *et al.* (1975), se han documentado buenas evidencias de grandes saurópodos, es importante señalar que la especie patagónica muestra por primera vez a un Prosauropoda con algunos caracteres craneanos que se asemejan a los de ciertos saurópodos jurásicos (p.e. *Camarasaurus*).

Los caracteres sauropoides que *Mussaurus patagonicus* posee en el cráneo, sínfisis mandibular y en los dientes, sumado a su condición juvenil, sugiere la posibilidad que los Sauropoda se hayan diferenciado de los Prosauropoda debido a la persistencia de algunos caracteres juveniles en el estado adulto (neotenia), en alguna de las familias de este infraorden.

BIBLIOGRAFIA CITADA

Bonaparte, J. F., 1971. Los tetrápodos del sector superior de la Formación Los Colorados, La Rioja, Argentina. *Opera Lilloana*, 22: 1-183.

– 1975. Nuevos materiales de *Lagosuchus talampayensis* Romer (Thecodontia-Pseudosuchia) y su significado en el origen de los Saurischia. Chañarense inferior, Triásico... etc. *Acta Geol. Lilloana*, 13, 1: 5-90.

Casamiquela, R. M., 1977. The presence of the genus *Plateosaurus* (Sauropodomorpha) in the Upper Triassic of the El Tranquilo Formation, Patagonia. 4th Intern. Gondwana Symp., Abstracts pp. 30-31.

Charig, A. J.; Attridge, J. & Crompton, A. W., 1965. On the origin of the Sauropods and the classification of the Saurischia. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, 176, 2: 197-221.

Colbert, E. H., 1964. Relationships of the Saurischian Dinosaurs. *Amer. Mus. Novitates*, 2181: 1-24.

Dodson, P., 1975. Functional and ecological significance of relative growth in *Alligator*. *J. Zool. Lond.*, 175: 315-355.

Galton, P. M., 1976. Prosauropod Dinosaurs (Reptilia: Saurischia) of North America. *Postilla*, 169: 1-98.

Galton, P. M. & Cluver, M. A., 1976. *Anchisaurus capensis* Broom and a revision of the Anchisauridae (Reptilia, Saurischia). *Ann. S. Afr. Mus.*, 69, 6: 121-159.

Huene, F. von, 1907-08. Die Dinosaurier der europäischen Triasformation. Geol. u. Palaeont. Abh. Suppl. Bd. I.

– 1956. Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden, G. Fischer Verlag, Jena, pp. 1-176.

Jain, S. L.; Kutty, T. S.; Roy-Cdowdhury, T. & Chatterjee, S., 1975. The Sauropod dinosaur from the Lower Jurassic Kota Formation of India. *Proc. R. Soc. Lond.*, A. 188: 221-228.

Janensch, W., 1949. Ein neues Reptil aus dem Keuper von Halberstadt. *N. Jahrb. f. Min.* usw. 1949: 225-242.

Kälin, J. A., 1955. Crocodilia. En: *Traité de paleontologie* 5: 695-784, Piveteau, J. (Ed.), Paris, Masson.

Raath, M. A., 1972. Fossil vertebrate studies in Rhodesia: A new Dinosaur (Reptilia-Saurischia) from near the Trias-Jurassic boundary. *Arnoldia*, 5, 30: 1-37.

Reig, O. A., 1970. The Proterosuchia and the early evolution of the Archosaurs; an essay about the origin of a major taxon. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 139, 5: 229-292.

Romer, A. S., 1956. *Osteology of the Reptiles*. The University of Chicago Press, pp. 1-772.

– 1966. *Vertebrate Paleontology*. Univ. Chicago Press.

– 1968. *Notes and Comments on Vertebrate Paleontology*. Univ. of Chicago Press, pp. 1-304.

– 1972. The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna. XVI. Thecodont classification. *Breviora*, 395: 1-24.

Thulborn, R. A., 1975. Dinosaur polyphyly and the classification of Archosaurs and Birds. *Aust. J. Zool.*, 23: 249-270.

Wild, R., 1973. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XXIII. *Tanystropheus longobardicus* (Bassani). *Schweiz. Paläont.* Abh., 95: 1-162.

Wellnhofer, P., 1970. Die Pterodactyloidea (Pterosauria) der Oberjura-Plattenkalke Süddeutschlands. Bayer. *Akad. Wissench. Math.-Naturw. Abh., N. F. Heft* 141: 5-133.